


SIGILLVM ACADEMIAE HARVARDIANAE IN NOV ANG
CHRISTO ET ECCLESIAE
VE RI TAS

Ad. KEMNA et Aug. LAMEERE

DISCUSSION SUR LA POSITION SYSTÉMATIQUE

DES

CTÉNOPHORES

BRUXELLES
P. WEISSENBRUCH, IMPRIMEUR DU ROI
ÉDITEUR
49, RUE DU POINÇON, 49
—
1903

Ad. KEMNA et Aug. LAMEERE

DISCUSSION SUR LA POSITION SYSTÉMATIQUE

DES

CTÉNOPHORES

BRUXELLES
P. WEISSENBRUCH, IMPRIMEUR DU ROI
ÉDITEUR
49, RUE DU POINÇON, 49
—
1903

Extraits des *Annales de la Société royale Zoologique et Malacologique de Belgique* *(Bulletins des séances).*

Tome XXXVIII (1903). — Séance du 2 mai 1903, pp. LXXIX à XCVI.

SUR LES RAPPORTS ENTRE CTÉNAIRES ET POLYCLADES,

Par Ad. KEMNA.

1. *Diverses théories phylogéniques.* — Dans l'intéressant et suggestif discours par lequel M. Lameere inaugurait ses fonctions présidentielles pour 1902 (9 février 1902, ce *Bulletin*, p. VI), il cite les Cténophores ou Cténaires comme devant être réunis aux Plathelminthes. Il se rallie à une opinion exprimée en 1897 par Éd. Van Beneden (*Anthozoaires du Plankton*, p. 182), considérant les Cténaires comme des Planaires adaptées à la vie pélagique. Le savant professeur de Liége dit enseigner ces vues depuis une dizaine d'années.

Des affinités étroites entre ces deux groupes ont été signalées depuis longtemps, surtout par Lang (1881 et 1884), mais les relations étaient interprétées en sens inverse : les Polyclades étaient des Cténaires rampants.

A. Willey (*Quart. J. Micr. Sc.*, 1897) fait dériver Cténaires et Plathelminthes, des formes primitives *Cœloplana* et *Ctenoplana*, constituées en un groupe des Archiplanoides.

Hæckel (*Syst. Phylogenie*, II, 1896) est le seul auteur niant des

rapports de parenté. Les Platodes descendraient directement des Gastréades; les ressemblances sont de simples convergences; les caractères cténaires de la larve de Müller des Polyclades sont cénogéniques.

2. *Interprétation nouvelle de la larve de Müller.* — La larve des Polyclades a huit appendices ou bras, soit le même nombre qu'il y a de côtes ciliées chez les Cténaires. Sur ces bras, les cils sont implantés en rangées transversales et tous les cils d'une même rangée sont synchronés dans leurs battements; les cils de la larve sont isolés; les cils des Cténaires sont réunis en palettes; cette différence n'est pas suffisamment importante au point de vue morphologique, pour masquer les affinités. On a donc homologué les appendices de la larve de Müller avec les côtes des Cténaires.

Quand on pousse la comparaison dans le détail, on trouve des différences. D'abord, les côtes sont des lignes méridiennes sur le corps du Cténaire, tandis que les appendices de la larve de Müller sont péribuccaux, avec les cils formant une ligne continue.

Les côtes des Cténaires sont en position adradiale. La bouche allongée étant considérée Nord-Sud, les côtes sont Nord-Nord-Est, Est-Nord-Est, etc. Dans la larve de Müller, deux appendices sont perradiaux, Nord et Sud portant les n°s 1 et 8. Les six autres, n°s 4 à 7, sont en trois paires latérales, sans qu'il soit possible de déterminer nettement des rapports d'axe. Il n'y a donc pas d'homologie, ni pour l'emplacement général, ni pour la disposition par rapport aux axes.

Toutes les côtes des Cténaires sont homodynames, identiques quant à leur position, semblablement développées (les différences sont manifestement des modifications secondaires); elles apparaissent en même temps et ont le même sort ultérieur.

Déjà pour la position, les huit appendices de la larve ne sont pas identiques, puisqu'il y en a deux perradiaux et trois paires latérales. Les deux appendices perradiaux sont, en outre, distincts par leur forme en lame aplatie, tandis que les paires 4 et 5, 6 et 7 sont plus cylindriques; mais la première paire 2 et 3 est également plus aplatie.

Gœtte a trouvé une larve plus jeune, avec seulement quatre appendices : les deux perradiaux et, de chaque côté, un large lobe (comme les « oreilles » de *Pilidium*), que Gœtte considérait comme l'ébauche

commune des trois paires latérales, mais que Lang a démontré correspondre uniquement à la première paire 2 et 3. Les deux appendices perradiaux se distinguent par leur position, leur forme et aussi par le moment de leur apparition ; ils ne sont donc pas homodynames avec les autres. Mais la première paire latérale, déjà différente par la forme, des deux autres, l'est aussi par son moment d'apparition ; elle l'est également par sa position généralement tout près du lobe antérieur, avec lequel elle constitue un système buccal. Même les trois paires latérales ne sont donc pas homodynames.

L'aplatissement de la larve cylindrique débute par la formation d'une crête latérale. Cette crête passe entre la première paire latérale 2 et 3 et la deuxième paire latérale 3 et 4. Les appendices 1, 2 et 3 se trouvent ainsi sur le ventre, les autres sur la face dorsale. Si donc on considère 1, 2 et 3 comme un complexe unique, provenant de la subdivision secondaire d'un lobe médian, il ne reste que six appendices : deux perradiaux et quatre latéraux. Il n'y a plus alors aucune homologie avec les *côtes* des Cténaires.

Mais elle s'établit plus facilement et plus complètement avec les organes péri-buccaux des Cténaires lobés : deux lobes perradiaux et deux paires d'auricules latérales. Nous expliquons d'un même coup la situation, la forme, l'apparition, le sort ultérieur ; au lieu d'une homologie avec les Cténaires en général, nous précisons les Cténaires lobés.

3. *Conséquences de cette interprétation.* — Tout ce qui tend à augmenter les relations entre Cténaires et Platodes, va à l'encontre des vues de Hæckel. Plus les ressemblances deviennent nombreuses et détaillées, moins il est possible de les expliquer par le hasard de convergences.

Au contraire, ces homologies plus étroites doivent être le bienvenu pour tous ceux qui admettent une parenté entre les deux groupes, soit une origine cténophore (Van Beneden), soit une origine polyclade (Lang). D'autant plus qu'à première vue cette interprétation nouvelle de la larve de Müller semble indifférente pour les deux théories et ne pas permettre de choisir entre elles.

Hæckel objecte à la théorie de Lang, qu'elle considère comme la forme dérivée, les Polyclades, qui ne sont pas les plus inférieurs des Platodes. L'argument est valide en principe, mais probablement non fondé en fait ; car la supériorité des Polyclades est fort contestable

et fort contestée. La simplicité plus grande pour certains organes d'autres Platodes peut parfaitement être une régression par parasitisme.

Or, les Cténaires lobés sont, sans aucun doute possible, supérieurs dans leur groupe. La direction d'évolution Polyclade-Cténaire force donc à admettre les Cténaires lobés, supérieurs, comme primitifs; ce qui ne cadre ni avec l'anatomie comparée du groupe, ni avec l'embryologie si claire des Lobés.

L'homologation des appendices de la larve de Müller avec les lobes et les auricules des Cténaires lobés est incompatible avec une évolution Polyclade-Cténaire.

4. *Descendance des Cténaires de formes larvaires de Polyclades.*— Dans l'ontogénie du Polyclade, il y a un stade cténaire; dans celle du Cténaire, il n'y a rien qui rappelle le Polyclade adulte. Quand on accorde aux faits leur signification directe, l'origine cténaire paraît hors de conteste.

Mais on peut concevoir les choses d'une autre façon, et rattacher le Cténaire, non au Polyclade adulte, mais à son stade larvaire natatoire. Ce qui distingue essentiellement la larve de l'adulte, ce ne sont pas les modifications morphologiques quelque étendues qu'elles soient, c'est la maturité sexuelle. Or, on connaît des cas où les organes génitaux ont acquis leur plein développement avant la métamorphose de la forme larvaire en forme adulte; ou bien la forme larvaire se prolonge jusque pendant la période de maturité sexuelle; le premier cas est la pædogenèse, le second la néoténie. Dans les deux cas, le résultat est le même : un être physiologiquement adulte et morphologiquement larvaire.

Une grande différence entre les deux états, larvaire et adulte, est généralement accompagnée d'une grande différence entre l'habitat des deux stades. Le cas le plus fréquent chez les animaux marins est la faculté locomotrice de la larve chez les animaux fixés ou peu mobiles. Or, on a pu expérimentalement résoudre la métamorphose en prolongeant la station dans le premier milieu. On a voulu expliquer par des phénomènes du même genre, l'origine des Appendiculaires parmi les Tuniciers. Et on pourrait très raisonnablement considérer les Cténaires comme une larve de Müller permanente, sexuée, et modifiée ultérieurement par une adaptation de plus en plus parfaite à la vie pélagique.

De ce qu'une chose est rationnelle et possible, il ne s'ensuit pas qu'elle soit réelle ou même probable. L'origine polyclade larvaire se heurte toujours à la supériorité des Lobés. Pour écarter la difficulté, il faudrait considérer les Cténaires ordinaires comme des Lobés dégénérés. A la rigueur, cela aussi n'est pas impossible; mais alors le stade cténaire ordinaire dans l'ontogénie des Lobés devient incompréhensible.

La larve de Müller, qui aurait donné naissance aux Cténaires, est aussi quelque chose par rapport aux Polyclades. Si elle représente leur ancêtre, il devait étrangement ressembler à un Cténaire, tellement, qu'on ne voit pas de raison pour ne pas l'inclure dans le même groupe zoologique. Cette conclusion inévitable est grosse de conséquences singulières. La larve du Müller serait à la fois le fils des Cténaires, mais aussi leur père. Il y a là un imbroglio inextricable de relations de parenté, un cercle vicieux parfaitement fermé. Pour en sortir, il faut, comme pour l'ontogénie des Lobés, dénier toute signification phylogénique à l'ontogénie des Polycades; la larve de Müller ne signifie plus rien. Hæckel ne recule pas devant cette conséquence; tout pour lui est cénogénique. On connaît des stades intercalés secondairement dans l'ontogénie, par exemple chez les Insectes. Considérer toutes les formes larvaires comme nécessairement phylogéniques, était une exagération du début des spéculations phylogéniques; mais c'en est une autre que d'invoquer à la moindre difficulté, la cénogenèse; et je ne puis m'empêcher de craindre qu'il n'y ait actuellement une tendance dans ce sens.

Il y a longtemps que l'ébauche en croix du mésoderme est citée comme l'homologie la plus remarquable entre les deux groupes. Une pareille disposition se comprend sans plus chez un organisme à symétrie radiaire, d'autant plus que, d'après Hæckel, il y aurait connexion avec les organes sensoriels. Chez le Polyclade, la symétrie est bilatérale, il n'y a plus de relation du mésoderme avec les organes des sens; donc, plus rien qui explique l'ébauche en croix. Pour cette raison, ou plutôt pour cette absence de raison, Hæckel la déclare cénogénique. Ne serait-ce pas, au contraire, le moment d'invoquer l'hérédité? Je puis comprendre un caractère, imposé par cénogénèse, à cause de son utilité; mais se baser sur son inutilité pour admettre sa formation spontanée, me paraît un raisonnement peu logique. Le mode de formation du mésoderme reste un des plus forts arguments pour l'origine cténaire des Polycades.

5. *La place des Cténaires.* — Ce qui a beaucoup contribué à la théorie de l'origine polyclade, c'est la difficulté de rattacher les Cténaires à un groupe déterminé des autres Cœlentérés. La question a encore été exposée récemment d'une façon sommaire, mais très exacte, par Delage et Hérouard (*Traité Zool. concrète*, 1901). Ils concluent que les particularités des Cténaires ne sont pas telles, qu'il faille exclure ces animaux du groupes des Cœlentérés. Ce sont des Cnidaires aberrants; mais ils seraient beaucoup plus aberrants encore comme Platodes. On ne gagne donc rien à cette théorie, car on remplace simplement une difficulté par une autre, avec cette circonstance aggravante que cette première hypothèse entraîne une série d'autres, toutes plus improbables les unes que les autres : les Cténaires lobés seraient primitifs, leur ontogénie inexplicable, les Cténaires plus simples secondaires, l'ontogénie des Polyclades sans signification.

6. *Le complexe céphalique chez les Polyclades.* — Dans divers groupes animaux, des organes parfois fort différents, sont anatomiquement réunis d'une façon très constante. Tels sont, chez les Mollusques, la cavité du manteau, les cténidies, les orifices anal, rénaux et génitaux : le complexe palléal.

Chez tous les animaux au-dessus des Cnidaires (sauf les Échinodermes) il y a un complexe remarquable par son importance et sa constance. A l'extrémité antérieure du corps se trouvent l'orifice buccal, le centre cérébral, les organes sensoriels spéciaux; c'est le complexe céphalique. Certains de ces organes peuvent disparaître par atrophie; par exemple les organes sensoriels chez des formes fixées; mais il n'y a aucun exemple où ces organes aient été secondairement dissociés. Le complexe une fois constitué, est indissoluble; il est une des choses les plus constantes du règne animal.

Il n'existe pas encore chez les Polyclades. Le cerveau occupe toujours une situation plus ou moins antérieure, avec des yeux et des tentacules; il y a donc un complexe cérébro-sensoriel, mais la bouche peut occuper toutes les situations sur la ligne médiane, toujours accompagnée par les orifices génitaux.

Les Polyclades sont dans la série animale, les premiers être doués de la faculté de locomotion indépendante dans une direction déterminée par la volonté de l'animal. Ils se sont soustraits à l'action d'entraînement des courants, en abandonnant le milieu exclusivement liquide pour prendre contact avec le sol. Ils sont devenus

rampants et toute leur organisation s'est modifiée en adaptation à ce nouveau genre de vie.

La première modification est l'aplatissement, dans le double but de donner moins de prise au courant et d'augmenter la surface d'adhérence. Pour les mêmes raisôns, l'accroissement de taille se fait surtout par allongement antéro-postérieur, dans le sens du courant auquel l'animal fait face. Tout cela est bien connu et a été discuté pour les Mollusques en général par Lang, Simroth et d'autres, pour les Chitons par Plate, pour les Nudibranches par Hecht.

Ce qui a moins attiré l'attention, c'est l'importance prépondérante de la partie antérieure, tant pour la locomotion que pour l'adhérence.

Pour la locomotion, c'est surtout la partie antérieure qui se fixe après extension et tire ensuite le reste du corps à la remorque; si la zone motrice était postérieure, le corps au lieu d'être remorqué, serait poussé, condition des plus défavorables avec un organisme mou. Hecht a démontré, par un raisonnement de mécanique mathémathique, que l'accumulation d'organes pondéreux à la partie antérieure facilite beaucoup la reptation et l'observation des mœurs des divers Nudibranches a confirmé ces déductions.

Pour la question d'adhérence, il est facile de comprendre que l'adhérence du bout antérieur suffit pour empêcher l'entraînement, tant que l'animal fait face au courant. Même si le reste du corps perdait tout contact avec le sol, la partie postérieure ferait seulement des ondulations dans l'eau. Au contraire, si le bout d'amont est moins solidement adhérent que le bout d'aval, le courant peut retourner l'animal; sa surface ventrale large permet l'impact et il serait arraché.

Ce principe posé, voyons comment on peut l'appliquer aux Polyclades. Les observations de Lang ne peuvent laisser aucun doute raisonnable sur la primitivité de la situation centrale de la bouche. *Planocera* sans ventouse est le plus primitif des Acotylés et *Anonymus* avec une ventouse le plus simple des Cotylés.

Pour que le complexe bucco-génital puisse fonctionner, il faut naturellement que les orifices deviennent libres au moins temporairement. Comme ils sont sur la face ventrale, il faut que l'animal relève une partie de son corps ou tout au moins abandonne son adhérence. L'inconvénient est minime, tant que la partie antérieure peut continuer à adhérer; mais on comprend toutefois qu'il y ait avantage à ne devoir soulever que la plus petite partie possible du corps; ce

qui s'obtient par le déplacement de toutes les ouvertures vers l'arrière. C'est ce qui est réalisé graduellement dans le groupe des Acotylés. La partie antérieure de la face ventrale reste dépourvue d'orifices et ne sert plus qu'à la locomotion et à l'adhérence. Il suffit de considérer sa forme, son contour, pour s'assurer qu'il en est ainsi. Aux formes elliptiques aux deux bouts également larges, succèdent chez les Acotylés des formes ovalaires le gros bout en avant; le genre *Stylochoplana* surtout est instructif : la partie antérieure est étalée en deux lobes latéraux. Ainsi, le groupe des Acotylés avec l'étrange complexe bucco-génital, cheminant vers l'extrémité postérieure, avec ses diverses formes, se comprend comme une conséquence naturelle des nécessités de la vie rampante.

Les quatre premières planches de l'atlas de Lang sont consacrées aux Acotylés. Toutes les figures montrent l'épanouissement de la partie antérieure; il y a pourtant quelques exceptions, mais elles sont intéressantes, car c'est bien ici le cas de dire que les exceptions confirment la règle.

La figure 9, planche 2, frappe à première vue comme une exception, mais elle représente *Aceros*, un Cotylé.

Trigonoporus (fig. 1, pl. 2) est aussi exceptionnel; c'est pourtant un Acotylé; mais la figure a été dessinée non d'après un individu complet, intact, mais d'après deux morceaux. Ce cas est donc douteux.

Les Acotylés *Stylochus pilidium* (fig. 5, pl. 1) et *St. neapolitanus* (fig. 7, pl. 1), *Cryptocelis alba* (fig. 6, pl. 3) et *Cr. compacta* (fig. 4, pl. 4) sont tous anormaux pour la forme. Mais ces quatre espèces sont spécialement mentionnées dans le chapitre sur les mœurs (p. 635) comme lentes et lourdes dans leurs mouvements. En outre, *Cryptocelis* est arénicole et fouisseur.

Les lobes latéraux de *Stylochoplana* servent de nageoires et l'animal se meut comme un Ptéropode. Nous avons ici le cas intéressant d'un dispositif, primitivement utilisé pour l'adhérence, utilisé secondairement pour tout autre chose, pour la natation mobile. Ce cas n'est pas isolé; quelque paradoxale que puisse paraître l'affirmation, tous les caractères spéciaux des Céphalopodes parmi les Mollusques, caractères qui semblent tous des adaptations directes de la natation, peuvent, au contraire, se concevoir comme des adaptations directes à la vie rampante, utilisées secondairement pour la natation.

Dans le groupe des Cotylés, l'étalement antérieur de *Anonymus*

est une anomalie; mais Lang mentionne l'animal comme doué d'une reptation très rapide.

Autant tout cela est simple et logique, d'autant plus anormal doit paraître le déplacement en avant qui caractérise le groupe des Cotylés. Le relèvement de la partie antérieure pour la défécation a été observé. Cette partie portant les orifices du complexe bucco-génital ne peut plus s'adapter uniquement à la locomotion. Et les contours sont encore une fois en conformité avec cette conclusion; il n'y a plus aucune tendance à l'élargissement, au contraire, plutôt à l'atténuation.

Ce qui a permis le déplacement en avant, et par conséquent la formation du complexe céphalique, c'est la fixation par la ventouse. On ne doit pas se figurer cet organe comme s'étant formé chez un Polyclade primitif encore à peu près circulaire, en prévision du déplacement ultérieur du complexe bucco-génital et de l'évolution future du groupe des Cotylés; ce serait de la téléologie et non de la phylogénie scientifique. Les ventouses, organes de fixation physiologiquement très efficaces, sont pourtant anatomiquement très simples et faciles à se former; c'est ce que démontre leur répartition dans plusieurs groupes zoologiques et dans des endroits très divers du corps. Comme dans plusieurs autres cas, la ventouse des Cotylés servait primitivement à maintenir les animaux unis pendant la copulation ou pour faciliter la ponte; mais elle permettait chez les Polyclades qui en étaient munis, le déplacement de la bouche en avant, et le groupe a évolué dans ce sens.

Toutes ces considérations sont purement spéculatives et leur degré de certitude est fort aléatoire. Du moment qu'on ne s'illusionne pas sur leur caractère d'hypothèse, il n'y a pas grand mal. Et il reste toujours le très grand avantage d'établir, même temporairement, un lien logique entre des faits sans cela isolés et discordants.

L'ORIGINE DES CTÉNOPHORES,

Par Aug. LAMEERE.

Les Méduses vibrantes du poète Chamisso, appelées Cténophores par Eschscholtz, sont considérées universellement comme des animaux dépourvus de cœlome à ranger parmi les Cœlentérés.

Cependant, tous les zoologistes sont d'accord pour reconnaître qu'il y a entre les Cténophores d'une part, les Polypes et Méduses d'autre

part, des différences profondes : R. Hertwig a mis en lumière une discordance histologique considérable, et A. Agassiz a découvert des caractères embryogéniques complètement distincts.

Seul, Hæckel a soutenu que les Cténophores peuvent être considérés comme dérivant directement des Méduses : il voit dans une Anthoméduse, *Ctenaria ctenophora*, le lien entre les deux groupes, mais Yves Delage et Hérouard ont fait complètement justice de cette opinion très hasardée.

Les Cténophores sont donc envisagés comme ne se rattachant à aucun autre Cœlentéré : ils auraient simplement un ancêtre commun avec les Cnidaires et devraient être opposés à ceux-ci dans la classification; personne n'a cherché à expliquer l'origine des différences qu'ils présentent d'avec les autres Cnidozoaires.

D'autre part, sauf encore Hæckel, presque tous les zoologistes sont d'accord pour reconnaître entre les Cténophores et les Polyclades des liens étroits de parenté, soit qu'avec Lang ils considèrent les Cténophores comme intermédiaires entre les Cnidaires et les Polyclades, soit qu'avec Korschelt et Heider ils admettent simplement pour les Cténophores et pour les Polyclades un ancêtre commun.

Édouard Van Beneden voit dans les Cténophores des formes pélagiques des Polyclades, mais cette conception est en rapport avec une manière d'envisager les Turbellariés, absolument opposée à celle de tous les autres zoologistes.

Les Plathelminthes sont considérés sans exception comme étant des Vers inférieurs, des formes simples non segmentées; on se plaît à y voir un lien entre les Vers supérieurs et les Cœlentérés, sans qu'on puisse cependant expliquer leur structure par cette hypothèse. Cette assertion est en rapport avec l'opinion que ces animaux sont dépourvus de cœlome et n'en ont jamais eu.

La plupart des zoologistes, en effet, admettent une évolution progressive du cœlome : ils supposent que des cavités se sont creusées peu à peu dans la masse du mésoderme, et lorsqu'ils voient dans l'ontogenèse le cœlome apparaître par entérocœlie, ils parlent de cœnogenèse, ou bien ils imaginent avec les frères Hertwig deux sortes d'animaux bilatéraux : des types issus des Anthozoaires et offrant un *entérocœle* détaché de la cavité digestive, et des types issus des Cténophores acquérant peu à peu un *schizocœle* creusé dans le mésoderme. Les Plathelminthes seraient des animaux de cette dernière catégorie qui n'auraient pas encore de schizocœle.

Mais il existe une autre hypothèse relative à la signification du cœlome, hypothèse trop peu connue des zoologistes; elle est due à A. Sedgwick, et j'y ai été initié par mon maître Édouard Van Beneden, qui a apporté maints arguments en sa faveur, notamment dans son travail sur les *Anthozoaires de la* « *Plankton-Expedition* ».

J'ai fait allusion à cette hypothèse dans mon récent discours sur l'évolution des Mollusques, ainsi que dans mes *Prolégomènes de Zoogénie* (*Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, XXIII, 1891, p. 399); elle est la base de la classification zoologique que j'ai adoptée dans mes cours et dans mon *Manuel de la Faune de Belgique*. Il serait trop long et oiseux de la discuter ici; je vais me contenter de l'exposer, afin de pouvoir en tirer les conséquences relatives aux Plathelminthes et aux Cténophores.

Tous les animaux qui ne sont pas des Cœlentérés descendent d'Anthozoaires : les loges mésentériques détachées de la cavité digestive centrale ont formé par leur ensemble le cœlome, leurs parois constituent le mésoderme, leur disposition détermine l'antimérie des Échinodermes ou la métamérie des autres Métazoaires supérieurs, chacun des segments de ces derniers étant formé d'un couple de loges se faisant vis-à-vis.

La segmentation et l'entérocœlie sont donc primitives, et elles peuvent disparaître dans l'évolution. Par altération embryonnaire, l'entérocœlie dégénère en schizocœlie et le cœlome peut même s'atrophier, en tant que cavité, entièrement; le mésoderme subsiste, mésenchymatisé en tout ou en partie. Les animaux qui ne sont pas des Cœlentérés et qui n'ont pas de cœlome ne sont pas *acœlomates*, mais bien *apocœlomates :* ils ont perdu le cœlome.

Cette hypothèse explique à la fois l'origine du cœlome, l'origine du mésoderme, l'origine de la segmentation; elle jette sur les faits une lumière beaucoup plus vive que les autres théories, et elle nous permet de concevoir comment se sont constitués les embranchements des animaux supérieurs : les Astérozaires (Échinodermes et leurs descendants, Entéropneustes, Ptérobranches, Phoronidiens, Bryozoaires ectoproctes, Brachiopodes et Chétognathes), à mon avis, descendent d'Anthozoaires fixés, les Helminthozoaires (Onychophores, Arthropodes, Vers et Mollusques) d'Anthozoaires rampant sur la face buccale, les Chordozoaires d'Anthozoaires pélagiques.

L'hypothèse de A. Sedgwick nous permet de retourner la gradation établie par Lang (*Arch. de Biologie*, II, 1881) des Cténophores

aux Polyclades, de ceux-ci aux Triclades et de ces derniers aux Hirudinées, de considérer les Cténophores comme les formes supérieures de cette série au lieu d'y voir un type primitif dont l'origine est inexplicable.

Des Anthozoaires (et d'après les recherches d'Édouard Van Beneden nous pouvons préciser et dire : des Cérianthides) nous passons directement à une forme annélidienne qui aurait conservé des tentacules comme *Peripatus*, mais dont la structure générale serait celle d'un Polychète. L'organisme offre des « *métanéphridies* », simple perfectionnement des orifices faisant communiquer les loges de l'Anthozoaire ancestral avec l'extérieur. Cet Annélide est devenue Hirudinée hermaphrodite, à cœlome oblitéré et envahi par le mésoderme transformé en mésenchyme; les métanéphridies sont modifiées en « *protonéphridies* », leur orifice interne étant bouché par une des cellules du mésenchyme spécialisée.

Gunda segmentata nous montre le passage non pas des Triclades aux Hirudinées, comme le suppose Lang, mais, au contraire, la transition entre les Hirudinées et les Triclades, et de la même manière que Lang admet que les Triclades proviennent des Polyclades, nous pouvons admettre aussi l'inverse, c'est-à-dire que les Triclades sont les ancêtres des Polyclades.

L'hypothèse de Lang est hérissée de difficultés majeures; elle réclame l'explication d'un perfectionnement progressif singulier, explication qu'on ne nous donne pas : multiplication des néphridies, apparition de la segmentation et du cœlome, par exemple. Notre hypothèse ne se heurte pas à ces obstacles : il est infiniment plus naturel de supposer une simplification graduelle de l'organisme allant de l'Hirudinée au Polyclade que le phénomène opposé.

Si nous admettons ces conséquences de la théorie de A. Sedgwick, le problème de l'origine des Cténophores nous apparaît aisé à résoudre, et la manière même dont il peut être résolu vient conconfirmer la vraisemblance de l'idée que nous nous faisons de l'origine des Polyclades.

La supposition que les Cténophores sont les ancêtres des Polyclades se trouve maintenant écartée d'emblée : cette hypothèse aurait d'abord cette conséquence de nous acculer à une apparition quasi soudaine d'une paire de néphridies et d'organes génitaux compliqués.

Ou bien les Cténophores sont des Cœlentérés, et ils constituent un

groupe terminus absolument étranger aux Polyclades, ou bien ce sont des Polyclades supérieurs pélagiques.

Dans la première alternative, il faudrait expliquer d'abord pourquoi les Cténophores offrent une anatomie, une histologie et une embryologie très différentes de celles des Cnidaires, et ensuite pourquoi cette anatomie, cette histologie et cette embryologie ressemblent singulièrement à celles des Polyclades.

Dans la seconde alternative, il faut et il suffit d'expliquer la disparition des conduits génitaux et des organes segmentaires, ainsi que la symétrie rayonnée.

Or, le Cténophore se trouve dans les conditions éthologiques d'une Méduse; il n'y a rien d'étonnant à ce que, par convergence, étant donnée la structure simplifiée du Polyclade ancestral, il devienne physiologiquement et même jusqu'à un certain point morphologiquement une Méduse.

Une Méduse vit sans organes excréteurs propres et sans conduits génitaux particuliers, son système gastrovasculaire remplissant l'office des uns et des autres; le Polyclade a un appareil digestif qui offre une disposition comparable à celle du système gastrovasculaire des Méduses : transporté dans les conditions éthologiques et soumis au régime d'une Méduse, le Polyclade, transformé en Cténophore pélagique, peut perdre les organes segmentaires et les conduits génitaux.

Il est à remarquer d'ailleurs que le système gastrovasculaire des Cténophores présente, comme celui des Méduses, des pores excréteurs qui n'existent pas chez les Polyclades, et qui suppléent très probablement à la disparition des organes segmentaires devenus inutiles.

En outre, les produits génitaux sont situés chez les Polyclades à proximité immédiate des ramifications intestinales : il n'y a rien d'extraordinaire à ce que chez les Cténophores ils tombent directement dans ces dernières et que leurs conduits vecteurs se soient atrophiés, puisque chez les Méduses, qui se trouvent dans des conditions éthologiques identiques, les produits génitaux tombent aussi directement dans l'appareil gastrovasculaire.

Enfin, en ce qui concerne la symétrie rayonnée, notons d'abord que tous les auteurs s'accordent à considérer les Cténophores comme des Méduses à deux rayons, ce qui, au fond, veut dire que ce sont des animaux à symétrie bilatérale. Les cæcums intestinaux et les méridiens vibratiles sont disposés radiairement, encore une fois à cause de l'identité que présente l'habitat avec celui des Méduses :

chez celles-ci, le système gastrovasculaire est également rayonné, et lorsque, comme chez *Ctenaria ctenophora*, des nématocystes s'étendent sur l'ombrelle, ils forment aussi des bandes méridiennes.

Cœloplana et *Ctenoplana* ont embarrassé les zoologistes : la signification de ces animaux comme formes de transition entre les Polyclades et les Cténophores n'est guère douteuse.

Cœloplana est un Cténophore plat, rampant, entièrement couvert de cils vibratiles, à système digestif semblable à celui des Polyclades, ou, si l'on veut, c'est un Polyclade à système nerveux central et opposé à la bouche, à tentacules développés en longs filaments pêcheurs.

Ctenoplana est un Cténophore plat, rampant, à canaux gastrovasculaires et à méridiens vibratiles disposés radiairement comme chez les Cténophores normaux.

Ctenoplana et aussi *Cœloplana*, d'après les observations nouvelles faites au Japon par Abbott (*Annotationes Zoologicæ Japonenses*, vol. IV. part IV, December 1902), peuvent flotter à la surface de l'eau et s'y promener en laissant pendre leurs longs tentacules pêcheurs.

Voilà comment s'est fait le passage des Polyclades aux Cténophores!

Ce n'est pas la larve de Müller qui aurait persisté dans son existence pélagique, c'est le Polyclade lui-même qui, en venant flotter à la surface de l'eau, est devenu le Cténophore.

La larve de Müller, adaptation pélagique temporaire du Polyclade servant à la dissémination de l'espèce, ne peut être comparée au Cténophore : ses appendices, manifestation de l'augmentation de surface caractéristique d'un grand nombre d'organismes du plancton, ne sauraient être homologués ni aux méridiens vibratiles des Cténophores primitifs ni aux auricules des Cténophores lobés, qui sont certainement des formes supérieures. La larve de Müller a disparu chez le Cténophore, pour l'excellente raison qu'elle faisait double emploi comme forme disséminante avec le Cténophore adulte.

M. Kemna. — Le désaccord entre les idées exposées par M. Lameere et par moi, gît dans la conception des formes larvaires. Je les considère en général comme normales, à signification phylogénique, sauf quand il y a des raisons contraires suffisantes. M. Lameere me semble considérer comme règle leur caractère cénogénique; je suppose qu'il admet certaines formes larvaires comme primitives, par

exemple le stade *Mertensia* des Cténaires lobés; mais ce seraient des exceptions assez rares. Les ressemblances de beaucoup de ces larves entre elles et avec des formes adultes de groupes inférieurs sont purement fortuites, et résultent d'adaptations au même genre de vie, le planctonique. Les protubérances des larves brachiées n'auraient pas plus de signification pour l'anatomie comparée que les piquants des Diatomées et des Péridiniens.

Admettons un moment cette thèse. Un peu partout chez les animaux marins fixés ou peu mobiles, un stade larvaire a été intercalé secondairement dans l'ontogénie. Dans les diverses espèces ou genres, ces modifications secondaires se sont produites d'une façon indépendante, sans connexion entre elles. Nous devons donc nous attendre à une grande diversité de types larvaires, répartis sans aucune régularité chez les divers types zoologiques. Un même groupe d'êtres aura des larves fort diverses; un même type larvaire se rencontrera dans plusieurs groupes zoologiques.

Or, cela n'est certainement pas le cas. Malgré l'infinie variété des formes extérieures, les types larvaires sont en nombre fort réduit; leur répartition est régulière et conforme aux grandes coupes systématiques (ex. *planula* des Cœlentérés); leurs ressemblances entre elles montrent une évolution graduelle conforme à la série zoologique (ex. larve de Goette et *Pilidium*). Tous ces faits, groupés par Balfour (*Compar. Embr.*, 1881, t. I, p. 305), l'ont amené à conclure à l'existence d'un ancêtre commun pour toutes les formes à larves brachiées et cet ancêtre répond parfaitement à un Cténophore. On peut donc dire que Balfour et Lang sont arrivés d'une façon indépendante à des conclusions identiques.

M. Lameere nous dit que le Cténaire est bien la modification du Polyclade adulte et non de sa larve. Je n'avais considéré cette dernière hypothèse que comme pouvant être éventuellement soutenue et parce qu'elle me semblait plus logique; par impartialité, je voulais faire la part la plus belle possible à l'opinion que je combattais. Donc, la larve de Muller n'aurait rien à faire avec le Cténaire; elle aurait même été éliminée de son ontogénie comme inutile. Que deviennent alors les ressemblances si étroites entre les deux? Le hasard aurait produit une forme très caractéristique de larves, simulant une organisation cténaire, précisément dans ce petit groupe des Polyclades, allié aux Cténaires, et uniquement là. Ces ressemblances sont tellement étroites qu'elles simulent un des deux groupes de Cténaires,



précisément celui avec lequel une évolution aux dépens du Polyclade deviendrait impossible. Tout cela serait l'effet du hasard? Il me semble que c'est beaucoup exiger.

Ces ressemblances sont donc considérées comme superficielles par M. Lameere; je me serais fait illusion en les regardant comme des homologies véritables et en leur accordant une portée phylogénique. Pour d'autres ressemblances, nous sommes d'accord pour les considérer comme des homologies. Mais cela ne fait qu'accentuer notre désaccord fondamental, car chacun de nous cite ces faits comme arguments. Dans ces conditions, il est clair que la discussion ne peut aboutir. Je me bornerai donc à quelques remarques.

La complexité histologique des Cténaires rappelle plutôt le Polyclade que le Cœlentéré. Le fait est exact. Du reste, ce n'est jamais sur un fait matériel qu'il peut y avoir désaccord, mais bien sur son interprétation. M. Lameere nous dit que cette complexité histologique est incompatible avec le type Cœlentéré. Cette conclusion ne me semble nullement nécessaire. Les Infusoires unicellulaires présentent des spécialisations anatomiques qui semblent étonnantes ; la marge de variation histologique est énorme chez les Vertébrés, avec l'*Amphioxùs* aux organes épithéliaux et à squelette anhiste sécrété, et ce caractère anhiste est normal, n'est pas de la dégénérescence, car il caractérise aussi les Hétérostracés fossiles.

La série de dégénérescence Sangsue-Cténaire est fort bien graduée, parce qu'au stade Polyclade, c'est un Acotylé, à bouche postérieure, qui a été utilisé. C'est la série de Lang, en sens inverse, mais celle du travail de 1881. En 1884, Lang a donné une interprétation assez différente, en considérant comme primitives les formes à bouche centrale. La division des Polyclades en deux séries divergentes se comprend alors admirablement, et j'ai montré que non seulement l'organisation interne, mais aussi les détails de la forme extérieure, à laquelle Lang n'avait pas songé, rentrent tout naturellement dans le cadre de l'explication. Avec le sens d'évolution inverse, Polyclade-Cténaire, cela ne va plus. Un chemin tout droit peut se parcourir dans un sens ou dans l'autre, et le choix de la direction est difficile, car on n'a pas de point de repère; mais les bifurcations ne concordent qu'avec une seule direction de marche, et cette direction n'est pas celle indiquée par M. Lameere.

Je me suis tenu, dans ma note, étroitement à la question des relations entre deux groupes, Cténaires et Polyclades, sans me préoc-

cuper des conséquences pour des conceptions plus vastes. Je l'ai fait de propos délibéré, d'abord pour limiter le débat, et, ensuite, pour une raison de méthode, de logique. Je crois qu'une conception générale doit être le résultat de la combinaison de toute une série de théories particulières s'appliquant à des groupes plus restreints de faits. Une théorie générale doit résulter pour ainsi dire spontanément de la concordance de ces théories particulières. Celles-ci peuvent et doivent influencer la théorie générale, laquelle, à son tour, peut servir à inciter à des recherches, à servir de guide, mais beaucoup moins à modifier l'interprétation acquise de faits fort clairs.

Or, M. Lameere a suivi une méthode inverse de la mienne. Les rapports entre Cténaires et Polyclades sont considérés par lui, non en eux-mêmes, mais en fonction de leur rôle dans une conception plus générale, portant sur un vaste ensemble de formes animales. Son interprétation n'est qu'un cas particulier de cette conception générale posée comme prémices. Avec le courage d'une logique inflexible, il écarte tout ce qui ne rentre pas dans le cadre; mon interprétation de la larve de Müller partage le sort des formes larvaires en général, qui sont toutes récusées. C'est une chose grave pour une théorie générale que d'aboutir à de pareilles conséquences.

L'hypothèse de Lang peut à son tour donner lieu à certains développements. Un organisme pélagique s'est transformé en un organisme rampant, mais dans l'ontogénie de ce dernier, le stade pélagique est conservé avec toutes sortes de particularités spéciales quant à la nature et à la disposition de l'appareil de locomotion, qui ne se retrouvent que dans ces deux seuls groupes; les modifications sont aisément explicables et en rapport avec le changement de mœurs. Voilà donc tout naturellement un stade mobile dans l'ontogénie du premier être côtier.

Dans le cours ultérieur de l'évolution phylogénique, l'adulte change mais le stade larvaire subit également des modifications. Ainsi s'expliquent à la fois et les ressemblances des larves entre elles et leurs différences. Tout cela est la simplicité même et bien en contraste avec la théorie qui fait de chaque forme larvaire une création autonome inexpliquée.

La larve Polyclade est caractérisée par rapport au Cténaire par un développement plus précoce et plus marqué de l'appendice ou lobe devenu antérieur et qui a donné le complexe supra-buccal. Or, ce sont exactement les deux mêmes principes qui permettent de com-

prendre la larve *Pilidium*, comme une modification de la larve de Müller, dans la même direction d'évolution. Cette série Cténaire lobé, larve de Müller, larve Pilidium me semble naturelle et devoir être regardée, par conséquent, quasi comme un fait, que des considérations théoriques ne pourraient modifier, mais avec lequel, au contraire, elles ont à s'arranger.

Cette série peut-elle se poursuivre plus loin? Des rapprochements avec les larves d'Echinodermes ne me semblent pas impossibles. Balfour était déjà tenté de les admettre dans une certaine mesure. Mais je ne veux pas aborder toutes ces questions, qui finiraient par englober la phylogénie du règne animal tout entier. J'y ai été quelque peu entraîné, à la suite des intéressantes considérations que M. Lameere a fait valoir.

P. W. — 10108.





